GENETIQUE QUANTITATIVE ET SELECTION : EVOLUTION DES METHODES ET DES CARACTERES

Beaumont Catherine[1], Chapuis Hervé[2]

[1]INRA-Station de Recherches Avicoles, 37380 Nouzilly
[2]Syndicat des Sélectionneurs Avicoles et Aquacoles Français, 37380 Nouzilly

Résumé

La génétique a largement contribué au développement considérable de la filière avicole, notamment grâce aux caractéristiques biologiques des espèces avicoles, particulièrement favorables à la sélection. Les demandes actuelles des consommateurs et des professionnels de la filière avicole amènent le généticien à considérer de nouveaux caractères : qualité des produits, résistance aux maladies (infectieuses ou non), réduction des rejets d'effluents, bien-être des animaux… En parallèle les méthodes d'analyse progressent vers une meilleure modélisation des caractères et des effets génétiques mais aussi vers une intégration des résultats de génétique moléculaire. L'ensemble permet non seulement d'introduire en sélection de nouveaux critères mais aussi de renouveler l'étude des caractères déjà sélectionnés, tels que la croissance ou la ponte.

Introduction

L'évolution des performances des espèces avicoles a été considérable : les résultats enregistrés à la Station de Ploufragan montrent que le poids vif à 42 jours des poulets de type chair a augmenté, entre 1962 et 1985, de 45 grammes par an en moyenne (L'Hospitalier et al.,1986) tandis que le nombre d'œufs pondus en 47.5 semaines est passé de 194 en 1960 à 284 en 1994 (Besbès et Protais, 1995). Il est classiquement admis que la sélection expliquerait au moins la moitié de ces gains, ce que confirment largement les calculs de Jego et al. (1995) sur les poulets de type chair et ceux de Besbès et Protais (1995) sur les pondeuses.

L'efficacité de la sélection avicole doit beaucoup aux caractéristiques biologiques des espèces avicoles. Ainsi, l'espérance du progrès génétique dépend-elle de quatre paramètres, tous favorables en aviculture :

- l'intensité de sélection (qui dépend de la pression de sélection, pourcentage d'animaux retenus par rapport aux nombre d'individus mesurés),
- la précision de l'évaluation génétique (c'est-à-dire la précision de l'estimation de la valeur des individus candidats à la sélection),
- la variabilité du caractère sélectionné (qui détermine le gain à attendre d'une sélection),
- l'intervalle de génération.

En effet, la forte prolificité des espèces avicoles permet à la fois d'appliquer une pression de sélection satisfaisante et d'obtenir des tailles de familles suffisantes à une bonne estimation des valeurs génétiques des candidats à la sélection. Cette évaluation génétique est d'autant plus précise que la petite taille des animaux permet de regrouper un grand nombre d'individus dans des conditions similaires, limitant ainsi les confusions entre effets génétiques et effets du milieu. Enfin le faible intervalle de génération permet d'enchaîner rapidement les générations.

La qualité des dispositifs quasi-expérimentaux mis en place en aviculture a ainsi permis de mener, dès les années 30, une sélection efficace. Mais la sélection avicole a également largement bénéficié des progrès réalisés par la génétique quantitative, branche de la génétique qui s'intéresse à la transmission des caractères d'intérêt économique. En particulier, l'utilisation des méthodes modernes d'évaluation génétique et d'estimation des paramètres génétiques a permis de gagner en efficacité ; cette évolution se poursuit. En parallèle, le développement considérable de la génétique moléculaire annonce une intégration prochaine de certains résultats dans les schémas de sélection. Mais celle-ci suscite de nouvelles questions qui ne pourront être résolues que par une approche associant ces deux branches de la génétique. Enfin, la demande des consommateurs et de la filière amène à considérer de nouveaux critères de sélection.

1. Evolution des méthodes

1.1 Evolution des modèles d'analyse des caractères

Le modèle de base de la génétique quantitative est le modèle polygénique infinitésimal. Celui-ci explique la variabilité génétique d'un caractère donné par l'action conjointe d'une infinité de gènes additifs ou "polygènes" dont chacun a un effet infiniment petit sur le caractère. La valeur génétique des animaux, somme de l'effet de ces polygènes, a donc une

distribution normale. Il en est de même du caractère ainsi modélisé ou phénotype. La quasi-normalité des distributions des principaux caractères sélectionnés (poids vif en particulier) a encouragé les théoriciens à développer des méthodologies statistiques qui exploitent ce modèle. Celles-ci ont montré leur efficacité et continuent à progresser, notamment grâce à l'augmentation de la puissance des ordinateurs. Ainsi, les méthodes de Gibbs sampling permettent d'affiner encore davantage les calculs et fournissent au généticien la distribution des paramètres génétiques estimés, permettant ainsi des comparaisons plus rigoureuses (Wang et al., 1993). Toutefois, malgré sa remarquable puissance opérationnelle, ce modèle purement additif n'est pas totalement satisfaisant, notamment lorsque la distribution des caractères étudiés s'éloigne de la normalité. Il importe aussi d'améliorer la modélisation des effets génétiques.

1.1.1.Prise en compte de distributions non normales

Sous la pression des consommateurs, les préoccupations des différentes filière animales se sont orientées vers des critères plus qualitatifs (résistance aux maladies, coloration, performances de couvoir…) lesquels présentent, pour la plupart, une distribution discrète. Dans certains cas, l'existence de gènes majeurs a été démontrée (nanisme, couleur ou structure du plumage) ce qui permet de proposer des stratégies complémentaires à la sélection quantitative. Mais, le plus souvent, il faut avoir recours à la sélection sur des performances dont la distribution présente plusieurs catégories phénotypiques, correspondant par exemple à une échelle de couleur des pattes, ou peut se réduire à deux classes (présence/absence de germes, mortalité/survie…). Pour ce type de caractères, les modèles d'analyse classiques sont particulièrement inopérants : comme l'ont rappelé Chapuis et Beaumont (2002), étudier la variabilité génétique d'un caractère binaire en ignorant la nature particulière de sa distribution conduit à des estimateurs fortement biaisés. L'utilisation en sélection de méthodes adaptées aux caractères discrets est désormais effective, notamment pour la sensibilité aux boiteries (Le Bihan Duval et al., 1996, Chapuis et al., 2001). Mais des perfectionnements peuvent être apportés. Les modèles utilisés pour l'instant supposent en effet l'homogénéité des variances, ce qui conduit à accorder une pondération excessive aux performances obtenues dans les classes les plus variables. Ceci est d'autant plus préjudiciable que la grille de notation est arbitraire, ce qui est souvent le cas des notes de qualité, influencées par le niveau moyen du lot considéré. Différents modèles ont été proposés, qui prennent en compte des facteurs d'hétérogénéité de variance dans les modèles à seuils (Foulley et Gianola, 1996 ; Jaffrezic et al., 1999). A notre connaissance, aucune application en aviculture n'a encore été publiée à ce jour.

D'autres données actuellement à l'étude présentent une distribution éloignée de la normalité. Tel est en particulier le cas des données de survie qui présentent la particularité d'être censurées : soit les animaux meurent pendant la phase d'élevage, soit ils sont encore en vie à la fin du cycle. Dans ce dernier cas il y a censure puisque l'on ne sait pas quelle aurait été leur durée de vie réelle si l'observation avait été poursuivie. Une méthode d'analyse de telles données (Ducrocq, 1994) est désormais disponible, de même que le logiciel correspondant (Ducrocq et Sölkner, 1998), ce qui permet d'étudier la longévité, en particulier dans des conditions d'élevage éprouvantes, telles que des cages collectives où s'exprime le picage (Craig et Muir, 1996a et b), ce qui pourrait être un moyen d'obtenir des souches mieux adaptées aux conditions de l'élevage dit alternatif (Ducrocq et al., 2000).

L'étude de données répétées au cours de la vie de l'animal (comme le poids ou la ponte) constitue un autre domaine de recherches très actives. Le but est de mieux utiliser l'information disponible en intégrant aux calculs de sélection l'ensemble des mesures élémentaires : pesée à différents âges pour le poids, nombre d'œufs par semaines pour la ponte… (Foulley et Robert-Granié, 2002). Parmi les approches statistiques possibles figure la modélisation des courbes de croissance (voir la revue de Mignon-Grasteau et Beaumont, 2000) ou de ponte (voir par exemple Anang et al., 2002) qui permet de prendre en compte la cinétique d'évolution des performances. L'étude des séries de ponte (pendant lesquelles la poule pond chaque jour un œuf) apparaît également comme une approche intéressante : déjà sélectionnée avec succès chez la poule (Tixier-Boichard et al., 1995, 2003), elle présente une héritabilité supérieure au taux de ponte (Chen et Tixier-Boichard, 2003). Elle pourrait s'appliquer à d'autres espèces, comme l'Oie chez laquelle son étude a débuté (Brun et al., 2002).

L'ensemble de ces approches pose de nouvelles questions, notamment celles de combiner les valeurs génétiques estimées avec des modèles linéaires (caractères de production classiques) ou non (caractères discrets, données de survie…) pour obtenir un index. Besbes et al. (2002) ont proposé une méthode dont les premiers résultats, encourageants, doivent encore être validés.

1.1.2. Vers une modélisation plus fine des mécanismes génétiques

L'intégration, dans le modèle statistique utilisé pour l'évaluation génétique, d'autres effets aléatoires que la seule valeur génétique additive des candidats à la sélection vise le plus souvent à prendre en compte des effets maternels (ayant ou non une composante génétique) ou encore à mieux prévoir l'intérêt des croisements.

Ce thème apparaît en effet très important dans des espèces principalement exploitées en croisement. Plusieurs études ont porté sur l'estimation des paramètres de croisement qui permettent de prévoir l'intérêt de croisements entre souches (par exemple pour le poids par Barbato et al., 1992) mais beaucoup reste à faire en particulier pour les caractères plus récemment étudiés. La sélection en vue du croisement est une approche complémentaire qui comporte un volet expérimental (Minvielle et al., 1999) et de la modélisation. Nombreuses sont, en effet, les raisons qui poussent le généticien à estimer la part de variabilité due à la dominance : une estimation sans biais de l'héritabilité, une meilleure prédiction des valeurs génétiques additives, voire l'exploitation d'une partie de la variance génétique non additive à travers le croisement, qui est couramment utilisé en aviculture. Mais la combinaison des effets génétiques additifs et non-additifs dans une même évaluation génétique entraîne d'importantes difficultés numériques ayant trait à la construction et à la résolution des équations, ce qui explique le peu d'applications recensées à ce jour, en particulier dans les espèces avicoles.

Dans le cas d'une espèce à diffusion mondiale comme le poulet, se pose inévitablement la question du choix du milieu de sélection et des éventuelles interactions entre l'environnement dans lequel est entretenu le noyau de sélection et le classement des animaux qui le constituent. Ainsi, les poulets de chair issus d'un noyau sélectionné sous nos latitudes tempérées auront-ils des performances optimales dans des conditions de chaleur plus intense en région tropicale? Des études récentes indiquent l'intérêt à la fois de gènes majeurs comme le gène « cou-nu » (Chen et al., 2002) et du test de nouveaux critères de sélection (Taouis et al., 2002). La sélection *in situ* (à supposer qu'elle soit économiquement viable) aurait-elle conduit à des choix différents ? Plus proche de nous, la sélection, en claustration dans des milieux surprotégés que constituent les centres de sélection, fournit-elle les poulets les mieux adaptés aux conditions d'élevage? L'estimation des corrélations génétiques entre performances réalisées dans les deux milieux, ce qui suppose l'identification et le suivi généalogique d'un effectif suffisant, apporte des éléments de réponse en vue d'une sélection plus efficace. Cette approche peut également s'appliquer à l'étude des possibilités de modification du dimorphisme sexuel, (écart de poids entre mâle et femelles, Mignon-Grasteau et al., 1998).

Enfin, cet énoncé des voies de recherche en génétique animale ne saurait être exhaustif sans évoquer le considérable apport potentiel de la biologie moléculaire. En effet, si les interrogations demeurent nombreuses sur le nombre de gènes régissant les différents caractères et leur effet, l'existence de gènes à effet notable, voire très important, sur certains caractères quantitatifs n'est plus à démontrer.

1.2 Vers une intégration des résultats de génétique moléculaire

La recherche des gènes contrôlant les principales performances a débuté chez les volailles comme dans les autres espèces de rente, comme l'a montré la présentation de synthèse faite par Douaire et al. (2001) aux dernières Journées de la Recherche Avicole. Ce type de démarche aura des répercussions sur les modes de sélection avicole. Plusieurs zones du génome (dites QTL pour Quantitative Trait Loci) viennent d'être identifiées, dans une démarche de génomique positionnelle, pour leur effet sur différents caractères : dans cette session seront ainsi présentés les résultats portant sur la composition corporelle (Lagarigue et al., 2002) et la résistance aux coccidies (Pinard-Van der Laan et al., 2003a). D'autres études sont en cours, notamment en France sur l'efficacité alimentaire de la poule pondeuse (Tixier-Boichard et al., 2002 ; Pitel et al., 2001), la croissance en relation avec la qualité de viande et de carcasse (Projet IFAFS coordonné par L. Cogburn) ou la résistance au portage de salmonelles (Beaumont et al., 2003a). Les QTL ainsi identifiés peuvent être intégrés dans les schémas de sélection, soit intra-lignée par sélection assistée par marqueurs (SAM), soit dans des croisements suivis d'introgression (Tixer-Boichard et al., 1997). Dans les espèces avicoles, les applications de la SAM seront sans doute limitées : il faut en effet, avant toute application, identifier à quel allèle du marqueur est associé l'allèle favorable que l'on souhaite sélectionner. Cette étape préalable doit le plus souvent se faire à l'intérieur de chaque famille, ce qui entraîne des coûts élevés. Ceux-ci ne pourront se justifier que pour des caractères particulièrement difficiles à mesurer (comme la résistance aux maladies), ne s'exprimant que dans un sexe ou très tardivement. L'application sera beaucoup plus aisée dès lors que la mutation causale expliquant le QTL aura été identifiée. Ce travail d'identification de la mutation causale est généralement très long ; les premiers succès ont été obtenus dans le cas de gènes à effets majeurs, chez le poulet comme dans d'autres espèces, par exemple sur le gène RN du porc (Milan et al., 2000). Quel que soit l'avancement des connaissances sur le génome, des avancées notables ont d'ores et déjà été réalisées dans la modélisation et le traitement des cas d'hérédité mixte, mettant en jeu un gène

majeur et des polygènes (voir, par exemple, Manfredi, 2000).

Utiliser des marqueurs répartis sur l'ensemble du génome facilite et accélère également l'introduction après croisement d'un nouvel allèle dans une population dite receveuse (Hillel et al., 1993) en permettant de repérer les individus porteurs de l'allèle favorable et ayant éliminé les autres zones du génome donneur. Enfin, l'intérêt d'un croisement entre deux souches peut être prédit par la similarité entre les empreintes génétiques des animaux de ces deux origines (Haberfeld et al., 1996) au moins dans le cas de sélection classique (Minvielle et al., 2000).

A plus long terme la génomique aura d'autres conséquences sur la sélection : en améliorant la connaissance des mécanismes en jeu, notamment à travers l'étude du niveau d'expression des gènes (génomique expressionnelle), elle permettra d'approfondir l'étude de la variabilité génétique et débouchera sur des critères de sélection (parmi lesquels le niveau d'expression de certains gènes). A terme, de nouveaux gènes seront identifiés, ce qui facilitera leur utilisation en sélection et permettra de mieux comprendre les interactions entre gènes.

2. Evolution des caractères sélectionnés

2.1. Qualité des produits

La qualité des produits est une préoccupation très générale de la filière. Certaines caractéristiques, comme la qualité interne de l'œuf, appréciée par les unités Haugh, ou la résistance de la coquille sont déjà prises en compte dans les schémas de sélection mais pourraient bénéficier des nouvelles avancées faites sur la caractérisation moléculaire de la coquille (Nys et al., 2001). Des études sont également en cours sur l'aptitude au gavage du mulard (Larzul, 2002).

Mais la plupart des études portent sur la qualité des viandes et carcasses. En effet, le marché français du poulet est en pleine mutation : si les ventes sous forme de carcasse entière sont en perte de vitesse, les produits élaborés connaissent une forte croissance, que ce soit pour les produits de type industriel ou pour ceux vendus sous signe de qualité tels que les labels. En conséquence, après la réduction de l'engraissement, la qualité des carcasses et en particulier le développement des muscles pectoraux, morceaux nobles de la carcasse, représentent aujourd'hui des objectifs prioritaires de la filière. Ces caractères présentent des héritabilités élevées, ce qui montre les fortes possibilités d'amélioration génétique de ces caractères chez la dinde (Chapuis et al., 1996), le poulet (Le Bihan-Duval et al., 1998) et l'oie (Larzul et al., 2000). Ces caractères, déjà sélectionnés dans la très grande majorité voire la totalité des souches de type intensif, seront sans doute de plus en plus souvent considérés dans les productions de type plus extensif et éventuellement sélectionnés indirectement par une modification génétique des courbes de croissance (Leclercq et al., 1989).

Mais la principale innovation dans ce domaine viendra sans doute de l'importance accordée à la qualité de la viande. La lourdeur de la mesure de la qualité organoleptique de la viande rend, pour l'instant du moins, toute amélioration génétique directe de ce type de caractère impossible. En revanche, les études sur la qualité technologique de la viande se développent et ce d'autant plus que des viandes de mauvaise qualité, présentant des pertes en eau excessives ou une instabilité de la couleur sont de plus en plus souvent décrites. Ces défauts pourraient notamment résulter de viandes de type "Pale, Soft, Exsudative" (PSE). Le déterminisme de ce phénotype PSE ainsi que de celui des viandes acides ont fait l'objet de nombreux travaux chez le Porc (Monin et Sellier, 1985). Ceux-ci ont montré l'importance dans la qualité technologique de la viande de la cinétique de pH. Les travaux sur les espèces avicoles sont par contre très récents.

Chez le poulet, les premières études (Le Bihan-Duval et al., 1999 et 2001) portaient sur la vitesse de chute de pH, le niveau de pH ultime, la coloration et les pertes en eau de la viande fraîche. Tous ces caractères présentent des héritabilités élevées (variant de 0.35 à 0.49 pour le pH et de 0.50 à 0.57 pour les paramètres de coloration de la viande), ce qui montre l'utilité de la prise en compte de ces caractères en sélection. L'étude d'un croisement diallèle entre canard Pékin et canard de Barbarie montre également le rôle de la génétique, en particulier sur la couleur et les propriétés mécaniques de la viande (Larzul et al., 2002). Il faut maintenant préciser l'importance des interactions entre aptitudes génétiques pour la qualité de la viande et conditions d'abattage et étudier le rôle, dans les espèces avicoles, des gènes analogues à ceux impliqués chez le Porc dans la régulation de la qualité de la viande : récepteur à la ryanodine, responsable du syndrome d'hypersensibilité au stress et gène RN, récemment cloné par Milan et al. (2000).

2.2. Résistance aux maladies

Les contraintes expérimentales ainsi que les modalités d'application diffèrent grandement selon que l'on considère des maladies d'origine infectieuse ou non. La sélection apparaît comme l'une des seules méthodes de lutte efficaces contre les troubles dits plurifactoriels (comme les boiteries), dont l'étiologie reste très mal connue mais pour lesquels plusieurs facteurs favorisants ont été identifiés. Mais leur fréquence étant peu prévisible, leur étude génétique nécessite l'observation d'un grand nombre d'animaux. De plus leur diagnostic est parfois, en l'absence de lésion spécifique, délicat. A l'opposé, il est possible de reproduire expérimentalement les maladies

infectieuses et donc de maîtriser les conditions de mesure mais cela implique de disposer d'animaleries protégées et élève considérablement les coûts. Comme les animaux infectés ne peuvent plus être utilisés comme reproducteurs (parce que morts ou porteurs du germe) la sélection ne pourra se faire que sur collatéraux, en mesurant les frères des candidats à la sélection. Dans ce cas disposer de marqueurs génétiques de la résistance améliorerait fortement la rentabilité de la sélection.

2.2.1. Résistance génétique aux troubles plurifactoriels

La notion de troubles plurifactoriels regroupe un grand nombre de syndromes, tous susceptibles d'une amélioration génétique. Nous limiterons notre propos à deux types de caractères : discrets (les boiteries) ou censurés (la longévité), l'approche retenue pouvant servir à d'autres troubles plurifactoriels (comme les ascites, Sanchez et al., 2000).

Réduction des boiteries : Les troubles locomoteurs affectent la quasi-totalité des espèces avicoles. Ils sont responsables de graves souffrances pour l'animal et occasionnent de lourdes pertes, tant directes (par réforme des animaux) qu'indirectes en perturbant la croissance. A la suite de la distinction par Leterrier et Nys (1992) des déformations de type varus et valgus des membres inférieurs du poulet de chair, les travaux de Le Bihan-Duval et al. (1996) ont permis d'estimer les héritabilités de ces deux troubles à 0.23, ce qui permet d'espérer une sélection efficace contre les boiteries. La faible corrélation génétique estimée entre varus et valgus suggère que ces deux types de déformations aient deux origines différentes, ce qui a remis en cause le mode de sélection qui utilisait comme critère la note globale (présence ou absence de pattes tordues). La sensibilité aux boiteries des autres espèces avicoles peut également être réduite par sélection : son héritabilité est de 0.30 chez le canard de Barbarie et de 0.28 chez la pintade (Chapuis et al., 2001). Si ces valeurs permettent d'espérer des résultats à moyen terme, le succès de la sélection est également conditionné par la valeur des corrélations entre la résistance aux boiteries et les autres caractères sélectionnés. Estimer cette corrélation et l'utiliser dans les calculs de sélection facilite l'amélioration conjuguée des performances et de la résistance (Le Bihan-Duval et al., 1997 chez le poulet, Chapuis et al., 2001 chez le canard de Barbarie). Cette approche pourra d'ailleurs se généraliser à d'autres caractères.

Réduction de la mortalité en élevage : Réduire la mortalité en élevage a une évidente justification économique. C'est également un objectif éthique. En analysant la survie d'un animal comme une variable binaire (mortalité/survie à l'issue de la période d'élevage), Chapuis et al. (2001) obtiennent une héritabilité assez faible (0.10 chez le canard de Barbarie), mais qui permet d'identifier des familles présentant des gènes de viabilité favorables. Par ailleurs, différents travaux ont déjà été consacrés à l'analyse et l'amélioration de la longévité de poules élevées en cages collectives (Ducrocq *et al.*, 2000 et §1.1.).

2.2.2. Résistance génétique aux maladies infectieuses

Augmenter la résistance des animaux aux maladies infectieuses a été envisagé dès les années 30 pour réduire les conséquences des épizooties qui ravageaient alors les troupeaux qu'elles soient dues à des bactéries, des virus (Beaumont et al., 2003b) ou des parasites (Pinard-Van der Laan et al., 2003b). Avec les progrès sanitaires, ce type d'infection est devenu rare et le coût d'une sélection sur la résistance ne se justifie désormais qu'en l'absence de vaccin ou de traitement efficace et accepté par les consommateurs.

Tel est en particulier le cas des coccidioses dont la chimio-prévention risque d'être restreinte voire interdite en Europe, alors que le coût des vaccins reste très élevé. Des études sont en cours (Pinard-Van der Laan et al. 2003a) qui devraient permettre d'identifier des marqueurs de la résistance.

De même la résistance au portage de salmonelles pourrait être utilisée comme moyen de lutte contre les risques de contamination humaine. En effet, si l'on sait vaincre les symptômes de cette maladie, il est par contre impossible d'éliminer cette bactérie d'un troupeau commercial, en raison de l'existence d'animaux dits "porteurs sains". Ceux-ci peuvent héberger des salmonelles pendant plusieurs semaines sans exprimer le moindre symptôme. Ils représentent une des principales difficultés de la lutte contre les salmonelles car ils ne se distinguent de leurs congénères indemnes qu'au prix d'analyses approfondies. En conséquence, sélectionner des animaux sur la résistance au portage pourrait réduire la fréquence des porteurs et donc les risques de toxi-infection alimentaire. Des estimations récentes de l'héritabilité de la résistance au portage, défini comme la persistance de la bactérie plusieurs semaines après inoculation, ont montré qu'il s'agissait d'un caractère qui pourrait bénéficier d'une amélioration génétique que ce soit chez l'adulte (Beaumont et al., 1999) ou le poussin (Berthelot, 1998). Toutefois, cette sélection apparaît, comme toute expérience de ce type, délicate à appliquer à grande échelle, d'où l'intérêt de l'étude des gènes en cause (Beaumont et al., 2003a).

Une autre approche, plus générale, vise à sélectionner des lignées divergentes sur leur réponse immunitaire pour constituer des modèles animaux particulièrement appropriés à la recherche des gènes en cause et à la compréhension des relations entre capacité immunitaire, résistance aux maladies et niveau de production en relation avec le milieu (Pinard-Van der

Laan et al, 1998). Ainsi, l'expérience de sélection menée par Pinard-Van der Laan (2002) sur la réponse en anticorps, la réponse cellulaire et les capacités de phagocytose montre-t-elle à la fois la faisabilité d'une amélioration génétique de ces trois critères et leur indépendance.

Enfin, des études récentes visent à tester les possibilités d'amélioration génétique d'autres mécanismes généraux de résistance, comme les capacités bactériostatiques de l'œuf (Vidal et al., 2003), qui pourraient également améliorer la sécurité sanitaire.

2.3. Réduction des rejets dans l'environnement

Les rejets des animaux d'élevage sont de plus en plus souvent critiqués. Or il est possible de les réduire par sélection. Les travaux précurseurs de Bordas et Mérat (1975) ont montré qu'il était possible de sélectionner des lignées de poules pondeuses divergeant pour leur consommation résiduelle, fraction de l'ingéré qui n'est expliquée ni par les besoins d'entretien de l'organisme, ni par ceux de production (ponte dans ce cas), ce qui rend ce critère de sélection indépendant du niveau de performance de l'animal (Bordas et al., 1992).

Chez le poulet de type « chair », c'est l'indice de consommation qui est considéré. Si sa sélection est déjà pratiquée dans certaines souches destinées aux élevages intensifs (Jego et al , 1995), son coût reste élevé, d'où l'intérêt d'une amélioration indirecte à travers l'accélération de la croissance, la réduction du niveau d'engraissement, la modification de la forme de la courbe de croissance, mais aussi l'augmentation des capacités de digestion des animaux dont Mignon-Grasteau et al. (2003) viennent de montrer qu'il s'agissait d'un caractère très héritable, au moins dans le cas de poulets nourris avec une forte proportion de blé de mauvaise qualité.

2.4. Amélioration des capacités de reproduction

Les capacités de reproduction des animaux sont nécessairement maintenues par la sélection naturelle. Mais la dégradation régulière des performances de reproduction des souches lourdes pourraient à terme renforcer l'importance accordée à ces critères ou susciter de nouvelles recherches, notamment sur les capacités de production spermatiques, domaine qui reste encore extrêmement limité. L'amélioration de la durée de période fertile, pendant laquelle la femelle peut pondre des œufs fertiles après une insémination peut également permettre d'espacer les inséminations (Beaumont, 1992). Cette démarche apparaît particulièrement intéressante dans les espèces comme le canard où la faible durée de période fertile, notamment pour la production de mulards, implique des inséminations rapprochées (Taï et al., 1994).

2.5. Amélioration du bien-être animal

Que ce soit à la demande des consommateurs ou pour tenir compte de la législation européenne, la question du bien-être animal est de plus en plus souvent discutée, ce qui entraîne également des questions sur ses relations avec la génétique (voir revues de Mignon-Grasteau et Faure, 2002 et Faure et al., 2003). Deux grands types d'approches peuvent être considérés dans ce domaine. Le premier porte sur des aptitudes générales (tendance à la peur, motivation sociale, dominance…) qui peuvent modifier un grand nombre de comportements, le seconde se focalise sur un type de comportement particulièrement important.

Améliorer la sociabilité et la sensibilité aux stress pourrait permettre d'augmenter les capacités d'adaptation des animaux lesquelles conditionnent la sensibilité au stress. En conséquence, plusieurs expériences de sélection ont déjà été menées sur des traits généraux de tempérament : la motivation sociale (Mills et Faure, 1991) et la sensibilité au stress mesurée par le taux de corticostérone après un stress social (Gross et Siegel, 1985) ou thermique (Brown et Nestor, 1973), l'activité en open-field (Faure et Folmer, 1975) ou encore la durée d'immobilité tonique chez la Caille (Mills et Faure, 1991). Il faut maintenant tirer tous les enseignements, notamment moléculaires de ces expériences et les transposer à d'autres espèces avicoles. En parallèle, d'autres aptitudes sont à étudier comme la peur vis-à-vis de l'homme, chez le canard (Faure et al., 2002) ou d'autres espèces, ou encore l'activité locomotrice (Bizeray et al., 2000).

Par ailleurs, différents travaux ont été menés pour apporter une réponse spécifique à différentes sources de réduction du bien-être. Tel est en particulier le cas des recherches menées sur la résistance aux maladies (§2.2.) mais aussi de celle visant à limiter le comportement de picage des animaux. Celui-ci étant en partie sous contrôle génétique (voir revue de Chapuis et al., 2000), la sélection de lignées de poulet moins sensibles au comportement de picage pourrait constituer une solution en réduisant les pertes économiques liées au phénomène, sans recourir au débécquage ou à l'élevage en obscurité, tous deux fortement contestés. Au moins trois stratégies de sélection sont recensées à ce jour : l'observation directe des animaux (Kjaer et al., 1997, 2001), la sélection en cages collectives d'apparentées pour les pondeuses (Craig et Muir, 1996a et b), ou le recours à un « picomètre » qui enregistre le nombre et la force de coups de becs portés à un leurre (Bessei, 1999 ; Chapuis et al., 2003). La diversité des pistes suivies par les chercheurs pour limiter le picage illustre à la fois la difficulté de la démarche et l'intérêt qu'elle suscite.

Si la génétique intervient dans ces caractères, son rôle n'est que très partiel puisque ce type de caractère est

influencé par un nombre particulièrement important de facteurs (Beaumont et al., 2002). De nombreuses questions qui sont à résoudre avant d'introduire en sélection un nouveau critère :
-celui-ci doit s'exprimer de façon aussi cohérente que possible dans deux environnements très différents, de sélection et de production,
-il doit être à la fois de portée générale et susceptible d'être mesuré sur de grands effectifs,
-enfin, l'estimation des corrélations génétiques entre tout nouveau critère et les performances zootechniques reste un préalable à toute introduction dans les schémas de sélection commerciale. Si ces questions se posent pour tout critère de sélection, elles sont particulièrement délicates lorsque ce sont des comportements qui sont étudiés.

Conclusion

L'ensemble de cette revue montre l'ampleur et la diversité des possibilités offertes par la génétique avicole. Les applications pratiques de ces différentes approches dépendront de la demande de la filière mais aussi des conséquences indirectes à en attendre. Il est en effet impossible d'obtenir un animal idéal ; il faut se « contenter » de l'animal optimal. De même, il est sans aucun doute impossible d'obtenir des lignées spécialisées pour chaque type de production ou d'élevage et là encore il faut trouver un compromis entre le coût de la sélection et les contraintes de la production. Mais il faut aussi souligner que les progrès génétiques vont de pair avec l'évolution des méthodes d'élevage. Cette « co-évolution » est sans nul doute une des forces de l'aviculture qu'il convient de préserver.

Références bibliographiques

Anang A., Mielenz N., Schüler L., 2002. Brit. Poult. Sci., 43:384-390

Barbato G. F., 1992. Poult. Sci. 71:789-798.

Beaumont C., 1992. Can. J. Anim. Sci., 72, 193-201.

Beaumont C., Protais J., Guillot J.F., Colin P., Proux K., Millet N., Pardon P., 1999. Avian Path., 28, 131-135

Beaumont C., Roussot O., Marissal-Avry N., Mormède P., 2002. INRA Prod. Anim., sous presse.

Beaumont C., Protais J., Pitel F., Lantier F., Plisson-Petit F., Colin P., Protais M., Le Roy P., Leveque G., Malo D., Elsen J.M., Milan D., Lantier I., Neau A., Salvat G., Vignal A., 2003a. Poult. Sci., Accepté sous réserve de modifications.

Beaumont C., Dambrine G., Chausse A.M., Flock D., 2003b. In: Poultry Gen., Breed. and Biotech., Muir (éd), Sous presse.

Berthelot F., Beaumont C., Mompart F., Girard-Santosuosso O., Pardon P., Duchet-Suchaux M., 1998. Poult. Sci., 77, 797-801.

Besbès B, Protais M., 1995. p. 128-130 In : 1ères. Jour. de la Rech. Avic., Angers 28-30 Mars, ITAVI, Paris.

Besbès B., Protais M., 1995. p. 128-130 In : 2èmes Jour. de la Rech. Avic., Tours 8-10 Avril.

Besbès B., Ducrocq V., Protais M., 2002. 7th World Cong. on Livest. Product. Montpellier, 19-23 Août, INRA-CIRAD, Paris.

Bessei W., 1999. Lohmann Information, 22, 27-31.

Bizeray D., Leterrier C., Constantin P., Picard M., Faure J.M., 2000. Appl. Anim. Behav., 68, 231-242.

Bordas A., Mérat P., 1975. Ann. Gén. Sél. Anim.,7, 331-334.

Bordas A., Tixier-Boichard M., Mérat P., 1992. Brit. Poult. Sci., 33, 741-754.

Brown K. I., Nestor K. E., 1973. Poult. Sci., 52, 1948-1954.

Brun J.M., Delaunay I., Sellier N., Alletru N., Rouvier R., Tixier-Boichard M ., 2002. p.5-8 In : 5èmes Jour. de la Rech. sur les Palmip. à Foie Gras, Pau, 9-10 Octobre, ITAVI, Paris.

Chapuis H., 1997. Thèse de doctorat de l'ENSAR.

Chapuis H., Tixier-Boichard M., Delabrosse Y., Ducrocq V., 1996. Gen. Sel. Evol., 28, 299-317.

Chapuis H., Beaumont C., Faure J.M., 2000. Sci. et Tech. Avic., 31, 5-15.

Chapuis H., Le Bihan-Duval E., Maillary L., Beaumont C., 2001. Sci. et Techn. Avic., 37, 11-17.

Chapuis H., Beaumont C., 2002. 7th World Cong. on Livest. Prod., Montpellier, 19-23 Août, INRA-CIRAD, Paris.

Chapuis H., Boulay M., Retailleau J.P., Arnould C., Mignon-Grasteau S., Berri C., Coudurier B., Faure J.M., 2003. 5èmes Jour. de la Rech. Avic., Tours, 27-29 Mars, ITAVI, Paris.

Chen C.F., Bordas A., Tixier-Boichard M., 2002. 7th World Cong. on Livest. Product.. Montpellier, 19-23 Août, INRA-CIRAD, Paris.

Chen C.F., Tixier-Boichard M., 2003. Poult. Sci., sous presse.

Craig J.V., Muir W.M., 1996a. Poult. Sci., 75, 1145-1155.

Craig J.V., Muir W.M., 1996b. Poult. Sci., 75, 294-302.

Douaire M., Vignal A., Duclos M., Dambrine G., 2001. p. 357-364. In : 4èmes Jour. de la Rech. Avic., Nantes, 27-29 Mars, ITAVI, Paris.

Ducrocq V., 1994. J. of Dairy Sci., 77, 855-866.

Ducrocq V., Sölkner J., 1998. Manuel d'utilisation d'un logiciel.

Ducrocq V., Besbes B., Protais M., 2000. Gen. Sel. Evol. , 32, 23-40

Faure J.M., Folmer J.C., 1975. Ann. Gén. Sél. Anim., 7, 123-132.

Faure J.M., Val-Laillet D., Guy G., Bernardet M.D., Guémené D., 2002. p. 64-68. 5èmes Jour. de la Rech. sur les Palmip. à Foie Gras, Pau, 9-10 Octobre, ITAVI, Paris.

Faure J.M., Bessei W., Jones R.B., 2003. In: Poultry Gen., Breed. and Biotech., Muir (éd), Sous presse.
Foulley J. L., Gianola D., 1996. Gen. Sel. Evol. 28, 249-273.
Foulley J.L. and Robert-Granié C., 2002. Document de cours, 159p.
Gross W.B., Siegel P.B., 1985. Poult. Sci., 64, 2230-2233.
Haberfeld A., Dunnington E.A., Siegel P.B., Hillel J., 1996. Poult. Sci., 75, 951-953.
Hillel J., Verrinder Gibbins A.M., Etches R.J., Shaver D. McQ., 1993. Poult. Sci., 72, 1197-1211.
Jaffrezic F., Robert-Granié C., Foulley J.L., 1999. Gen. Sel. Evol., 31, 301-318
Jégo Y., Besbès B., Donal J.L., 1995. p. 125-127 In : 1ères Jour. de la Rech. Avic., Angers 28-30 Mars, ITAVI, Paris.
Kjaer J.B., Sørensen P., 1997. Brit. Poult. Sci., 38, 333-341.
Kjaer J.B., Sorensen P., Su G., 2001. Appl. Anim. Behav. Sci., 71, 229-239.
Larzul C., Rouvier R., Rousselot-Pailley D.,Guy G.**,** 2000. Gen. Sel. Evol., 32, 415-427.
Larzul C., 2002. p. 33-36 In : 5èmes Jour. de la Rech. sur les Palmip. à Foie Gras, Pau, 9-10 Octobre, ITAVI, Paris.
Larzul C., Imbert B., Bernardet M.D., Guy G., Rémignon H., 2002. p. 29-32 In : 5èmes Journées de la Rech. sur les Palmip. à Foie Gras, Pau, 9-10 Octobre, ITAVI, Paris.
Le Bihan-Duval E., Beaumont C., Colleau J.J., 1996. Gen. Sel. Evol., 28, 177-195
Le Bihan-Duval E., Beaumont C., Colleau J.J., 1997. J. of Anim. Breed. and Genet., 114:239-259
Le Bihan-Duval E., Mignon-Grasteau S., Millet N., Beaumont C., 1998. Brit. Poult. Sci., 39, 346-353.
Le Bihan E., Millet N., Rémignon H., 1999. Poult. Sci., 78, 822-826.
Le Bihan E., Berri C., Baeza E., Millet N., Beaumont C., 2001. Poult. Sci., 80, 839-843.
Leclercq B., Guy G., Rudeaux F., 1989. Gen. Sel. Evol., 21, 69-80
Leterrier C., Nys Y., 1992. Av. Path., 21, 429-442
L'Hospitalier R., Bougon M., Le Menec M., Quémeneur P., 1986. Bull. Inf. St. Exp. Avic. Ploufragan, 26, 3-14.
Manfredi E., 2000. INRA-Prod. Anim., Numéro Hors-série « Génétique Moléculaire : principes et applications aux populations animales », 239-242.
Mignon-Grasteau S., Beaumont C., Poivey J.P., de Rochambeau H. 1998. Gen. Sel. Evol., 30, 481-491.
Mignon-Grasteau S., Beaumont C., 2000. INRA Prod. Anim., 13, 337-348.
Mignon-Grasteau S., Faure J.M., 2002. INRA Prod. Anim., sous presse.
Mignon-Grasteau S., Muley N., Bastianelli D., Gomez J., Hallouis J.M., Besnard J., Millet N., Carré B. 2003. 5èmes Journées de la Rech. Avic., Tours, 27-29 Mars, ITAVI, Paris.
Milan D., Jeon J.T., Looft C., Amarger V., Robic A., Thelander M., Rogel-Gaillard C., Paul S., Iannucelli N., Rask L., Ronne H., Lundström K., Reinsch N., Gellin J., Kalm E., Le Roy P., Chardon P., Andersson L., 2000. Science, 288, 1248-1251.
Mills A., Faure J.M., 1991. J. Comp. Psych., 105, 25-38.
Minvielle F., Monvoisin J.L., Costa J., Frenot A., Maeda Y., 1999. J. of Anim. Breed. and Gen., 116, 363-377.
Minvielle F., Coville J.L, Krupa A., Monvoisin J.L., Maeda Y., Okamoto, S., 2000. Gen., Sel., Evol. 32, 289-302.
Monin G., Sellier P., 1985. Meat Sci., 13, 49-63.
Nys Y., Gautron J., Mc Kee M.D., Garcia-Ruiz J.M., Hincke M., 2001. World's Poult. Sci. J., 57.
Pinard-Van der Laan M.H., Siegel P.B., Lamont S.J., 1998. Poult. Avian Biol. Rev., 9, 122-141.
Pinard-Van der Laan M.H., 2002. Vet. Immun. and Immunopath., 87, 199-205.
Pinard-Van der Laan M.H., Pitel F., Feve K., Coville J.L., Legros H., Monvoisin J.L. , Neau A., Repérant J.M.; 2003a. In : 5èmes Journ. de la Rech. Avic., Tours,26-27 Mars, ITAVI, Paris.
Pinard-Van der Laan M.H., Lillehoj H.S., James J. Zhu., 2003b. In: Poultry Genetics, Breeding and Biotechnology, Muir (éd), Sous presse
Pitel F., Feve K., Vignal A., Tixier-Boichard M., Coville J-L., Bordas A., 2001. 397-403 In : 4èmes Jour. de la Rech. Avic., Nantes, 27-29 Mars, ITAVI, Paris
Sanchez A., Plouzeau M., Rault P., Picard M., 2000, INRA Prod. Anim., 13, 37-45.
Taï L.J.J., Rouvier R., Poivey J.P., 1994. Br. Poult. Sci., 35, 377-384.
Taouis M., De Basilio V., Mignon-Grasteau S., Crochet S., Bouchot C., Bigot K., Collin A., Picard M., 2002. Poult. Sci., 81, 118-121.
Tixier-Boichard M., Douaire M., Beaumont C., Elsen J.M., 1997. p. 41-48. In : 2èmes Journ. de la Rech. Avic., Tours, 8-10 Avril, ITAVI, Paris.
Tixier-Boichard M., Bordas A., Renand G., Bidanel J.P., 2002. 7th World Cong. on Livest. Prod., INRA-CIRAD, Montpellier.
Tixier-Boichard M., Chen C.F., Heirman T., Garcia Lara T., Schobert A., Gourichon D., 2003. In : 5èmes Journ. de la Rech. Avic., Tours, 26-27 Mars, ITAVI, Paris
Vidal M.L., Baron F., Ahmed A., Michel J., Gautron J., Beaumont C., Gautier M., Nys Y., 2003. In : 5èmes Journ. de la Rech. Avic., Tours, 26-27 Mars, ITAVI, Paris
Wang C.S., Rutledge J.J., Gianola D., 1993. Gen. Sel. Evol., 25, 41-62.